УДК 591.471:596.575.4

П. М. Мажуга

КОСТНАЯ СУБСТИТУЦИЯ ВНУТРЕННЕГО СКЕЛЕТА В ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Когда на нашей планете складывались благоприятные условия для обитания позвоночных на суше, выход их из водной среды потребовал коренных перестроек многих систем и органов, в том числе и скелета. При обитании в водной среде удельный вес тела животного равен примерно единице. С выходом рыбообразного предка на сушу удельный вес его тела в воздушной среде должен был возрасти где-то в 1500 раз. Для обеспечения надежного противодействия силам гравитации в скелетной системе должны были произойти два весьма существенных ароморфоза: а) редукция до полного исчезновения массивного наружного скелета, который при обитании в водной среде не был обременительным; б) создание прочной и сравнительно легкой по массе системы рычагов и подставок в скелете двигательного аппарата для эффективного передвижения на суше. Первая задача решалась сравнительно просто, без использования каких-то особых технологий. Что же касается замены хрящевого скелета костным, то даже для всемогущей природы такая переделка в один прием оказалась задачей непосильной, и она нашла выход в компромиссном решении, создав в адаптивной эволюции позвоночных специальный механизм в онтогенезе каждой особи замещения первичных хрящевых закладок скелета костью.

Тема скелетогенеза у позвоночных — весьма сложная и обширная, осветить ее даже схематически в одной статье невозможно. Желающий может почерпнуть необходимые сведения по этой проблеме в других публикациях.

В данной статье речь идет о конкретных клеточно-тканевых дифференцировках в развивающемся скелете, специализировавшихся на резорбции гиалинового хряща и кости. Благодаря появлению этих дефференцировок стало возможным не только замещение хряща костью, но и адаптивное ремоделирование костных звеньев скелета в ходе их развития и роста. К сожалению, это явление должной оценки в научной литературе до сих пор не получило.

Объекты и методы. Исследование выполнено на растущем скелете представителей различных видов земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. В качестве объектов для изготовления гистологических препаратов использованы звенья скелета конечностей на хрящевой и костной стадиях их развития. Подготовка препаратов проводилась классическими методами гистологии и гистохимии. В отдельных случаях были поставлены опыты с применением специфических радиоактивных маркеров для определения некоторых метаболических свойств в клетках гиалинового хряща и кости. Всего было исследовано 18 видов позвоночных, изготовлено около 800 гистологических препаратов и гистоавтографов.

Результаты и обсуждение. Рост и моделирование внутреннего скелета в онтогенезе позвоночных осуществляется путем взаимодействия процессов избирательного разрушения уже имеющихся структур и построения новых, вносящих не только прибавки массы, но и значимые коррективы во внешнюю и внутреннюю архитектонику каждого костного звена. И хотя рост является непременным условием морфогенеза как провизорного (хрящевого), так и дефинитивного (костного) скелета, все же перманентная реконструкция, адаптивная подгонка внутренней архитектоники к меняющимся условиям стато-динамической нагрузки свойственны только кости. Пластические различия хряща и кости заложены в особенностях самого механизма их роста: увеличение массы

и размеров скелетных закладок на хрящевой стадии развития происходит внутренним (интусусцепционным) путем, кость же в любом ее морфологическом варианте растет только аппозиционно (новыми прибавками костной ткани на уже имеющуюся хрящевую или костную основу). Возможность замещения хряща костью с последующим ремоделированием костной ткани в онтогенезе явилась важнейшим нововведением в биологические свойства внутреннего скелета, определившим в значительной мере прогрессивную эволюцию наземных позвоночных.

В развивающемся и растущем внутреннем скелете позвоночных всегда выступают два явления, отражающие закономерности становления и взаимодействия двух тканевых систем: а) хондрогенез со свойственным ему интерстициальным увеличением массы скелетных закладок своими же внутренними средствами без каких-либо реконструкций и внешних дополнений; б) остеогенез, который осуществляется только посредством внешних источников, заключающих в себе возможности адаптивного ремоделирования путем динамичного сочетания резорбции и аппозиционного роста. Таким совершенно неидентичным характеристикам роста хряща и кости соответствует особый клеточный состав в обеих, казалось бы близко родственных и связанных преемственностью тканевых формациях.

Все клеточное наполнение хряща происходит от изначально единой популяции хондроцитов, совместным участием которых и осуществляется изнутри рост хрящевой закладки. В то же время клеточный компонент костной ткани создается путем послойных включений в растущую кость отдельных единиц из внешних источников остеогенеза, формирующихся еще до появления самой кости, поэтому клетки костной ткани (остеоциты) к ростовым процессам остаются полностью инертными. Именно поэтому в кости отсутствует интерстициальный рост. Более того, одновременное сочетание аппозиционного роста с реконструкцией не может быть обеспечено ни интерстициальным механизмом, ни стараниями клеток с однообразной остеопластической функцией. Следовательно, ростовые зоны в кости должны располагать более широкими функциональными возможностями, а значит, и более разнообразным клеточным составом.

В прежние времена и в последние годы исследователи (Румянцев, 1958; Мажуга, 1966, 1980, 1984; Родионова, 1989; Fell, 1925; Pritchard, 1977 и др.) уже неоднократно возвращались к вопросу о происхождении остеогенных клеток, деятельностью которых запускается в скелетных закладках периостальный и эндостальный остеогенез и осуществляется весь масштабный остеопластический процесс.

При всей функциональной и морфологической идентичности остеогенных клеток их образование и пополнение, по нашим наблюдениям (Мажуга, Домашевская, 1990) происходит, как правило, из нескольких топографически разобщенных источников, к тому же вступающих в действие в разное время. Этот принцип локального рассредоточения и гетерохронного запуска источников остеогенных клеток в каждом скелетном звене создается последовательностью развития хрящевого предшественника и его внутренней подготовки к замещению костью. На основе такого принципа реализуется, пожалуй, наиболее рациональный способ замены временных скелетных конструкций на постоянные, при котором первыми жестко укрепляются участки и области провизорной закладки, испытывающие наибольшее напряжение. Одновременно при этом решается вторая не менее важная задача — создается исходный прочный фундамент для дальнейшего роста кости по длине и по окружности. Для запуска начального этапа костной субституции и его дальнейшего распространения ключевая роль принадлежит клеткам, способным резорбировать гиалиновый хрящ. До этого момента в местах предстоящей резорбции морфологически такие клетки не выделяются и идентифицировать их по каким-то другим признакам вроде бы не представ-

ляется возможным. Тем не менее в определенный момент первая брешь в хрящевом монолите скелетной закладки возникает и не без участия клеток, о происхождении которых уже много написано и сказано, хотя известно еще сравнительно мало.

Впрочем, сейчас уже совершенно ясно, что клетки с кластической функцией в растущей кости есть, их отдельные состояния можно видеть на препаратах даже при средних увеличениях микроскопа. Подробно описано их устройство, некоторые механизмы специфического функционирования и даже использующиеся при этом внутриклеточные энзимные комплексы (Хэм, Кормак, 1983). По признаку преимущественной топографической связи с хрящевой или костной тканью за такими клетками прочно закрепились соответствующие названия: хондрокласты, остеокласты. То есть в растущей кости имеем дело с вполне видимым процессом, совершающимся при участии вполне осязаемых клеток, вроде бы и нет вопросов.

При такой внешне кажущейся ясности тем не менее вопросы есть, и не один. Прежде всего, до сих пор продолжается дискуссия по вопросу об источниках происхождения кластических клеток. Если такие формы не обнаруживаются в соответствующих локусах до начала резорбции хряща или кости, то непонятным остается — как и из каких предшественников они вдруг здесь появляются? По этому поводу высказывались не только мнения, но и написаны целые трактаты, однако ясности они внесли еще мало. Происхождение, способы формирования и судьба кластических клеток в хондро- и остеогенезе продолжают интересовать многих исследователей; эти вопросы еще ждут своего решения.

Другой аспект проблемы касается мнения относительно форм существования кластических клеток, поскольку среди морфологов и хирургов по этому поводу высказываются различные суждения. В самом деле, встречаются хондро- и остеокласты только в виде многоядерных образований — симпластов, или кластические функции могут выполнять и одноядерные клетки? А если да, то в чем же сходство и различие мононуклеарных и полинуклеарных кластов?

Представляет интерес также то обстоятельство, что многоядерные кластические клетки в равной мере встречаются как по фронту резорбции гиалинового хряща, так и в очагах перестройки кости. Действительно ли это одни и те же, или по крайней мере совершенно идентичные полинуклеары? Но, с другой стороны, если клетки в одном случае резорбируют хрящ, а в другом — кость, то может быть, их сходство только внешнее, и употребляемыми названиями «хондрокласт» и «остеокласт» подчеркивается истинное различие?

Возникает вопрос и иного порядка. В частности, на ранних стадиях развития скелета, особенно в конечностях млекопитающих, нередко встречаются такие картины, когда вглубь хрящевых эпифизов и апофизов длинных костей каким-то образом проникают многочисленные кровеносные сосуды, ветвления которых рассредоточены в сложной системе внутрихрящевых каналов. Рассматривая ажурные арборизации сосудистых каналов в гиалиновом хряще, можно лишь удивляться совершенству и изяществу кем-то проделанной работы, особенно если учесть, что хондрокластов в их классической форме в хрящевых каналах нет.

И еще одно немаловажное обстоятельство порождает новый вопрос о природе кластических клеток. Хорошо известно, что в теле животных и человека в виде своеобразных скелетных образований встречаются по крайней мере три вида хрящевой ткани. Кроме уже упоминавшегося гиалинового хряща, роль скелетной основы в некоторых органах выполняет волокнистый, в других — эластический хрящ. И все же явления резорбции с участием кластических клеток присущи только гиалиновому хрящу. Выходит, только этот вид хрящевой ткани доступен «зубам» хондрокластов, но почему?

Этим перечнем, разумеется, вопросы по проблеме кластических кле-



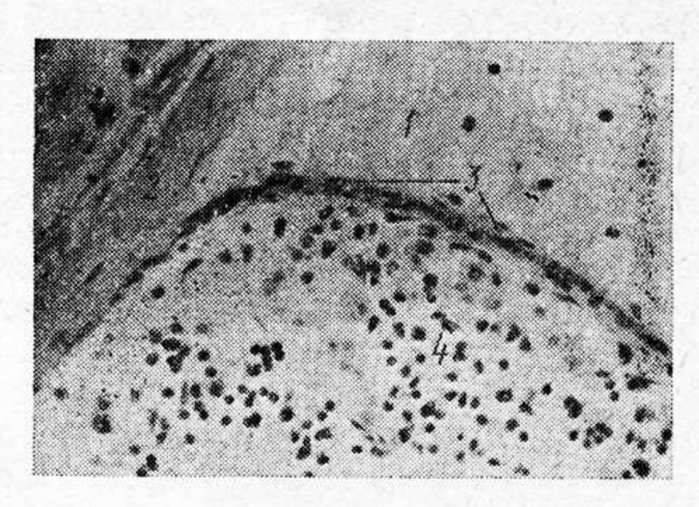


Рис. 1. Многоядерные хондрокласты в зоне энхондральной резорбции, срез бедренной кости теленка, плод 8 мес (гематоксилин-эозин, ×368); *1* — остатки кальцифицированного хрящевого матрикса; *2* — хондрокласты, резорбирующие кальцифицированный хрящ; *3* — эндостальные костные пластинки; *4* — остеобласты эндоста; *5* — формирующийся костный мозг.

Рис. 2. Расположение одноядерных кластических клеток по фронту резорбции некальцифицированного гиалинового хряща. Срез бедренной кости личинки чесночницы (*Pelobates fuscus*) на стадии метаморфоза (гематоксилин-эозин, ×190): *1* — гиалиновый хрящ; *2* — стенка диафизарной костной трубки; *3* — одноядерные кластические клетки по фронту резорбции хряща; *4* — ретикулярная ткань.

ток отнюдь не исчерпываются. Более того, по мере углубления в нее, еще до получения ответов на уже имеющиеся, появляются новые, не менее существенные вопросы. Здесь же ограничимся только теми, по которым можно сказать что-то определенное.

Итак, теперь уже вряд ли можно серьезно отрицать существование одноядерных кластических клеток. Напротив, есть веские основания утверждать, что именно одноядерными формами резорбция в развивающемся скелете совершается в более широких масштабах, чем многоядерными. Следует учитывать при этом, что каждый многоядерный остеокласт (хондрокласт) прежде чем стать таким проходит состояние одноядерной клетки, и только слиянием с подобными же образуются симпласты. Путем консолидации отдельных клеточных единиц в многоядерном комплексе достигается, надо полагать, усиление эффекта резорбции и возможность его приложения на ограниченной территории. Для многоядерных кластических клеток, характерно рассредоточение в зонах замещения и перестройки по отдельным локусам (рис. 1). Напротив одноядерные резорбирующие клетки располагаются в зонах резорбции хряща единым фронтом (дис. 2).

И все же разноликие кластические клетки — это не простое разнообразие формы; их скорее следует рассматривать как особые клеточные дифференцировки, адаптированные к резорбции различной по своему состоянию ткани. Одноядерные кластические клетки способны резорбировать только некальцифицированный гиалиновый хрящ. Их деятельностью прокладывается вся система внутрихрящевых каналов в эпифизах и апофизах для внедрения кровеносных сосудов; участием только одноядерных клеток начинается резорбция еще некальцифицированного хряща будущего первичного энхондрального очага костной субституции; такими же одноядерными формами, и только ими, осуществляется весь процесс последовательного разрушения хрящевого стержня в закладках трубчатых костей конечностей низших позвоночных, поскольку гиалиновый хрящ у них не подвергается кальцификации (рис. 2).

Матрикс гиалинового хряща состоит, как известно, из двух компонентов: волокнистого (преимущественно коллагена) и аморфного (преимущественно протеогликаны). Дезагрегация их макромолекул и дезин-

теграция всей структуры матрикса достигается одновременным участием двух видов одноядерных клеток, отличающихся энзиматическим профилем и некоторыми особенностями устройства. Одни из них снабжены длинными цитоплазматическими отростками, в других — хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть. Два вида одноядерных клеток с упомянутыми признаками всегда можно видеть в изобилии на внутренней поверхности сосудистых каналов в хряще, деятельностью их и осуществляется канализация хряща. Более подробно эти клеточные формы рассмотрены в работах (Silvestrini et al., 1979; Sorrel, Weiss, 1982), касающихся начальной резорбции некальцифицированного хряща бедра и голени у куриных зародышей. Предполагается, в частности, что протеин-синтезирующие клетки происходят от фибробластов и могут играть ведущую роль в разрушении хряща, тогда как отросчатые формы являются вспомагательными или регулирующими.

Кластические полинуклеары, за которыми прочно утвердились названия хондрокластов и остеокластов, встречаются только в очагах резорбции кости и минерализованного (кальцифицированного) хряща. Общность или скорее сходство в свойствах этих двух совершенно различных видов тканей заключается, пожалуй, только в том, что матрикс кости всегда, а матрикс гиалинового хряща в ряде случаев пропитывается отложениями фосфорнокислых солей кальция, приобретая состояние своеобразного монолита. Но прибавка минерального компонента сразу же переводит ткань в высший разряд прочности, а это уже требует применения особых механизмов разрушения. Для резорбции кальцифицированного хряща или костной ткани необходимо прежде всего удалить минеральное наполнение, а эта работа посильна только специальному клеточному аппарату, способному перевести фосфат кальция из кристаллического состояния в раствор и сделать таким образом доступной для разрушения органическую остеоидную или гиалиновую матрицу. Такими устройствами и ферментными катализаторами обеспечены многоядерные клеточные агрегаты, в равной мере активные в отношении резорбирования как костной ткани, так и кальцифицированного хряща.

Следовательно, в многоядерных кластических формах выражена единая структурно-функциональная клеточная дифференцировка, и различия в названиях отражают лишь конкретную их локализацию. В одних случаях кластические полинуклеары рассредоточены по фронту резорбции кальцифицированного хряща (рис. 1), в других — в местах разрушения кости (рис. 3). Поскольку по фронту замещения хряща эндостальный остеогенез происходит на фоне кальцификации гиалинового матрикса, с появлением энхондрального очага в нем всегда образуются типичные многоядерные хондрокласты. Только на самом начальном этапе проникновения в хрящевую закладку капиллярной сосудистой почки, первая брешь в его еще не кальцифицированном матриксе создается деятельностью одноядерных клеток.

В растущей кости, как уже упоминалось, процессы резорбции и остеогенеза всегда действуют в гармоничном сочетании. Даже в пределах одной костной балки по разным сторонам ее периметра можно видеть кластическую резорбцию, а на противоположной поверхности — сосредоточение функционально активных остеобластов, занятых созидательной работой (рис. 3).

Наконец, вопрос о предпочтении хондрокластами гиалинового хряща перед другими видами хрящевой ткани. Если можно так сказать, избирательность объекта в данном случае определяется не привередливостью самих кластических клеток, а скорее «вкусовыми» свойствами субстратов, вызывающих на себя атаку клеток-разрушителей. Дело в том, что в отличие от волокнистого и эластического хрящей хондроциты в гиалиновой ткани отличаются специализацией по наработке и накоплению в межклеточном матриксе сульфатированных глюкозами-

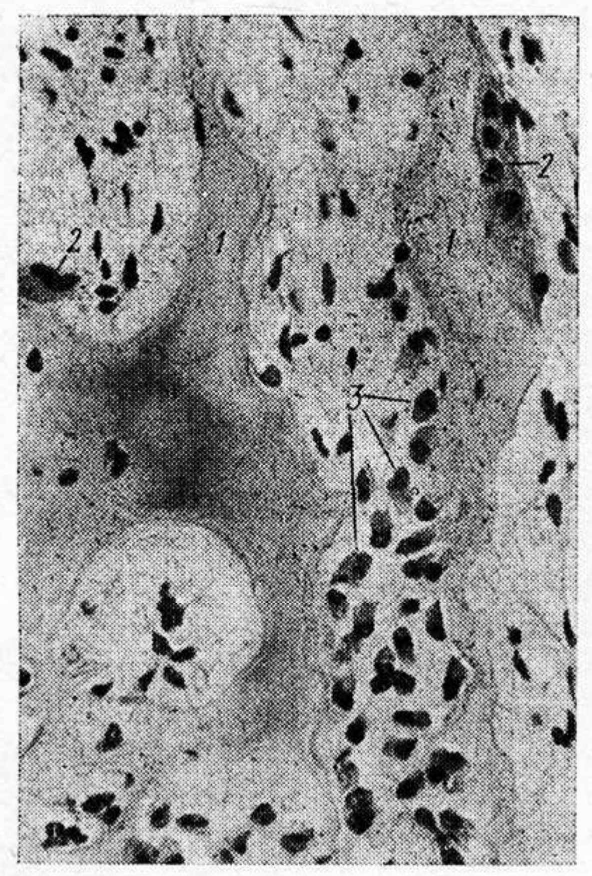




Рис. 3. Остеокласты на эндостальной поверхности резорбирующихся костных балок губчатой кости, срез метафиза бедренной кости теленка (гематоксилин-эозин, ×320): *1* — костные балки; *2* — многоядерные остеокласты; *3* — остеобласты эндоста.

Рис. 4. Сосредоточение остеобластов эндоста у строящейся костной трабекулы на поверхности остатка кальцифицированного хрящевого матрикса, срез лучевой кости теленка, плод 6 мес (гематоксилин Делафильда-эозин, ×440): *1* — остаточный тяж хрящевого матрикса; *2* — строящаяся костная трабекула; *3* — остеобласты эндоста.

ногликанов (хондроитинсульфатов). Именно концентрацией этих кислых продуктов образуется плотная масса, придающая хрящу блестящий полупрозрачный вид и упругую консистенцию. Такая особенность структурной упаковки гиалиновой ткани порождена по меньшей мере двумя обстоятельствами. Первое — в период морфогенеза всех соматических органов на гиалиновый хрящ возлагается выполнение миссии главной скелетной основы тела. Последовательной адаптацией метаболизма к накоплению гидрофильных протеогликанов в хрящевом скелете достигается необходимая прочность и упругость. Второе — изза опережающего в эмбриогенезе уплотнения скелетных зачатков (еще до проникновения нервов и сосудов), хрящевые закладки оказываются вне сферы кровообращения в условиях анаэробиоза. При таком типе метаболизма клетки сохраняют способность использовать окисленные и аминированные остатки легкодоступного сахара — глюкозы и нарабатывать в больших количествах сульфатированные глюкозаминогликаны. Небольшие прибавки специфического протеина приводят к образованию макромолекулярных протеогликанов, способных связывать до 100 эквивалентных объемов воды. В последующем накопление таких весьма гидрофильных субстанций приводит к набуханию хондроцитов, появлению в хрящевой закладке внутреннего гидростатического напряжения, нарушению диффузии извне питательных веществ при соответствующей реакции кровеносных сосудов в соседствующих с хрящом тканях. Оказавшиеся рядом с набухшими хондроцитами перикапиллярные клетки реагируют на чуждые их природе кислые субстраты активацией своих гидролитических ферментов (гликозидазы, амидазы, полифосфатазы, хондроитинсульфатазы и др.), которые тут же катализируют реакции расщепления субстратов хрящевого матрикса, а затем добираются и до хондроцитов. Так запускается механизм резорбции хрящевой закладки привнесенными к ней околососудистыми одноядерными клетками. Начальный этап энхондральной резорбции осуществляется сходным обра-

зом в хрящевых закладках скелета конечностей у всех позвоночных. Однако последующее распространение ее на остальную массу хрящевого стержня не лишено некоторых особенностей у представителей различных классов.

У четвероногих земногодных костная субституция в закладках длинных трубчатых костей ограничивается лишь диафизарной областью, причем последовательная резорбция хрящевого стержня осуществляется одноядерными клетками. Но одноядерные хондроциты, как уже упоминалось выше, способны резорбировать только некальцифицированный хрящ, поэтому на самый периферический слой хрящевого стержня, вовлеченный в кальцификацию от периоста, их разрушительное действие не распространяется. В растущей костной диафизарной трубке на эндостальной поверхности по этой причине сохраняется тонкий слой кальцифицированного гиалинового матрикса. Этот кальцифицированный остаток хряща резорбируется впоследствии на втором году жизни (в очередном весенне-летнем сезоне), когда внутри диафизарной трубки развертывается эндостальный остеогенез и вместе с ним появляются здесь полинуклеарные остеокласты (хондрокласты).

У представителей рептилий, птиц и млекопитающих в хрящевых закладках скелета в зонах предстоящего замещения гипертрофия хондроцитов сопровождается кальцификацией гиалинового матрикса. Это новое для провизорного скелета свойство появилось у высших позвоночных в связи с дальнейшим прогрессом дифференцировки хрящевой ткани, в ходе которой созревающие до гипертрофии хондроциты приобретают способность продуцировать щелочную фосфомоноэстеразу, катализирующую расщепление фосфорных эфиров гексоз с освобождением неорганического фосфата. Поскольку по своим свойствам гидратированные протеогликаны гиалинового хряща удерживают в растворе кальций, прибавка в эту среду свободного фосфата спонтанно приводит к отложению кристаллического гидроксиапатита. Резорбция такого минерализованного хряща осуществляется многоядерными хондрокластами; или же подготавливается обстановка для эндостального трабекулярного остеогенеза. Дело в том, что деструкция хряща происходит более быстрыми темпами по ходу колонок гипертрофированных хондроцитов, тогда как разделяющие их продольные перемычки матрикса сохраняются в полости резорбции в виде многочисленных тяжей. На поверхности таких остатков кальцифицированного хряща остеобластами эндоста строятся костные пластины и трабекулы (рис. 4).

Здесь следует особо остановиться на появившемся в прогрессивной эволюции позвоночных новом свойстве провизорного скелета, выразившемся в предварительной кальцификации гиалинового хряща, подлежащего замещению костью. Почему такое свойство возникло только у высших позвоночных, хотя вся последовательность развития скелета в онтогенезе вроде бы сохранилась прежней?

Чтобы понять биологическую важность этого ароморфоза, необходимо еще раз учесть то обстоятельство, что с переходом высших позвоночных к наземному образу жизни в растущем организме непомерно возрастает нагрузка на скелет из-за постоянного действия сил гравитации. Поэтому с прибавкой (ростом) массы тела и скелета, в частности, кальцификация в хрящевых его закладках выступает как один из способов повышения их жесткости и прочности, особенно в зонах замещения, где хрящевой монолит существенно ослабляется предсубституционной резорбцией. Закономерность эта четко прослеживается в развивающемся скелете высших позвоночных как в первичных очагах, так и в формирующихся вторичных очагах энхондрального замещения.

Наконец, весьма кратко по вопросу об избирательности резорбирующих клеток к гиалиновому хрящу. В пояснениях по этому поводу следует учитывать структурно-метаболические особенности различных видов хрящевой ткани. Именно в матриксе эластического и волокнистого

хрящей преобладают фибриллярные компоненты несколько иной природы, чем в хряще гиалиновом. Эти ткани сравнительно мягкие, податливы на изгиб, легко восстанавливают при деформациях исходное состояние, так как мало содержат в своей основе цементирующих хондроитинсульфатов и протеогликанов. Легко понять поэтому, что в них не может возникнуть состояние гидратации со всеми последствиями, а значит исключается также атака такого хряща со стороны кластических клеток. Теперь мы уже знаем, что и гиалиновый хрящ не подвергается резорбции до развития в нем явлений набухания (гидратации).

У интересующихся биологией кластических клеток естественно может возникнуть вопрос о факторах и механизмах, регулирующих их резорбционную функцию. Условия, при которых остеокласты переходили из состояния покоя в активное и наоборот, исследователями не были оставлены без внимания, и кое-что уже удалось выяснить. В частности, в наблюдениях над изолированными остеокластами в культуре (Chambers, 1982) их активность подавлялась прибавкой гормона кальцитонина. В таких условиях состояние покоя остеокластов снималось присутствием остеобластов и их прямыми контактами с остеокластами. И хотя в возможностях тесных взаимодействий остеокластов и остеобластов сомневаться не приходится, тем не менее вряд ли следует их понимать столь упрощенно. Из многочисленных наших наблюдений со всей очевидностью вытекает, что далеко не во всех случаях кластический эффект проявляется в присутствии остеобластов. Этих клеток нет в начальный момент резорбции хрящевой закладки, как и нет остеобластов в сосудистых каналах хрящевых эпифизов и апофизов, где активность резорбирующих клеток хорошо выражена. Если же стимулирующий эффект остеобластов на остеокласты рассматривать только применительно к кластическим полинуклеарам, то в таком случае трудно объяснить тот факт, что на периостальной поверхности растущей кости, где остеобласты всегда представлены массово, остеокласты встречаются значительно реже, чем со стороны эндоста (Денисов—Никольский и др., 1985).

Денисов-Никольский Ю. И., Смольков Ю. А., Докторов А. А. Структура эрозионных лакун на периостальной и эндостальной поверхностях кости // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии.— 1985.— **89**, N 11.— С. 62—69.

Мажуга П. М. Функциональная морфология кровеносных сосудов конечностей человека и животных.— Киев : Наук. думка, 1966.— 258 с.

Мажуга П. М., Хрисанфова Е. Н. Проблемы биологии человека.— Киев : Наук. думка, 1980.— 328 с.

Мажуга П. М., Домашевская Е. И. Развитие и структура надкостницы у наземных позвоночных.— Киев : Наук. думка, 1990.— 115 с.

Родионова Н. В. Функциональная морфология клеток в остеогенезе.— Киев : Наук. думка, 1989.— 186 с.

Румянцев А. В. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей.— М.: Изд-во АН СССР, 1958.— 274 с.

Хэм А.. Кормак Д. Гистология : в 5 т. Перевод с англ.— М.: Мир, 1983.— Т. 3.— 290 с.

Chambers T. J. Osteoblasts release from calcitonin-induced quiescence // J. Cell. Sci.— 1982.— **57**.— P. 247—260.

Fell H. The histogenesis of cartilage and bone in the long bones of the embryonic fowl // J. Morphol. and Physiol.— 1925.— **40**, N 3.— P. 417—460.

Mazhuga P. M. Mechanisms of cartilage precuesor replacement by bone in the mammalian skeleton // Acta Biol. Hung.— 1984.— **35**, N 2/4.— P. 219—226.

Pritchard J. J. Skeletal development // Postgrad. Med. J.— 1977.— **53**, N 622.— P. 429—431.

Silvestrini G., Ricordi M., Bonucci E. Resorption of uncalcified cartilage in the diaphysis of the chick embryo tibia // Cell Tissue Res.— 1979.— **196**, N 10.— P. 221—235.

Sorrel J., Weiss E. The cellular organization of fibroblastic cells and macrophages at regions of uncalcified cartilage resorption in the embryonic chick femur as revealed by alkaline and acid phosphatase histochemistry // The Anat. Rec.— 1982.— **202**, N 1.— P. 491—499.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 23.08.91

Кісткова субституція внутрішнього скелета в прогресивній еволюції наземних хребетних. Мажуга П. М.— Вестн. зоол., 1992, № 2.— Розглянуто умови і фактори, що спричиняються до появи одно- та багатоядерних кластичних клітин під час розвитку кістяка. Ці клітини виконують провідну роль в процесах заміщення кісткою провізорних хрящових закладин та під час адаптивного ремоделювання кістяка. Одноядерні кластичні клітини здатні до резорбції лише некальцифікованого хряща. Кальцифікований хрящ і кістка резорбуються за участю багатоядерних хондро- і остеокластів; за походженням і функцією вони є ідентичними диференціюваннями.

Internal Skeleton Ostial Substitution in Progressive Evolution of the Terrestrial Vertebrates. Mazhuga P. M.— Vestn. zool., 1992, N 2.— Conditions and factors of mono- and multinucleated clastic cells appearance are considered as playing a leading role in processes of cartilage model substitution by bone and in adaptive skeleton re-modeling. Mononucleated clastic cells are able to remove uncalcified hyaline cartilage. Multinucleated chondro- and osteoclasts resorb calcified cartilage and bone; according to their origin and function they represent identic differentiations.

УДК 591.498.061.1:574.91

О. А. Горошко, Г. В. Фесенко, А. Н. Цвелых

ВОЗРАСТНЫЕ И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ФОРМЫ ВЕРШИНЫ КРЫЛА БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ

Известно, что у подвидов и популяций, совершающих более протяженные миграции, крылья более заостренные (правило Сибома). Аэродинамическое качество таких крыльев выше, в связи с чем они более выгодны при дальних перелетах, так как позволяют совершать их с меньшими энергетическими затратами. Однако в случае частых взлетов и посадок, т. е. при полете с большими углами атаки (Гладков, 1949), выгоднее иметь более закругленное крыло. Поэтому птицам, мигрирующим на небольшие расстояния, предпочтительнее обладать более закругленными крыльями, что позволяет им существенно расширить свои летные возможности.

Совсем недавно выяснилось, что правилом Сибома могут быть объяснены и возрастные различия в форме вершины крыла, обнаруженные у некоторых видов птиц (Цвелых, Дядичева, 1986; Цвелых, 1989). Однако дальнейшие исследования этого феномена наталкиваются на недостаточный уровень наших знаний о различиях в биологии возрастных групп птиц. Поэтому в качестве объекта исследования мы выбрали относительно хорошо изученный вид — большую синицу (*Parus major* L.).

Материал и методика. Работы проводились на Лебедевском стационаре Института зоологии АН Украины * в сентябре—октябре 1986—1988 гг. в период массовой миграции больших синиц вдоль берега Киевского водохранилища. Исследовались живые птицы, отлавливавшиеся стационарной ловушкой рыбачинского типа. Всего измерено 362 особи.

У отловленных птиц определялся пол и возраст (Виноградова и др., 1976). Для характеристики степени заостренности вершины крыла использовался индекс, разработанный ранее (Цвелых, 1983). В данном случае разница в длине 3-го и 5-го первостепенных маховых соотносилась с длиной 4-го. Измерения проводили при помощи линейки с упором на прижатом и расправленном крыле.

Результаты и обсуждение. Прежде, чем представить результаты и перейти к их обсуждению, остановимся на некоторых особенностях биологии большой синицы. В отличие от западноевропейских популяций большой синицы, которые являются практически оседлыми, некоторая часть популяций Восточной Европы совершает дальние перелеты. Их протяженность подчас превышает тысячу километров (Долбик, 1965; Паевский, 1985; Полуда, 1986).

Характер миграционных перемещений разных половозрастных групп, особенно у такого тяготеющего к оседлости вида как большая

* Авторы выражают глубокую благодарность руководителю стационара А. М. Полуде за помощь, оказанную в работе.